

Kawanabe S., Neal-Smith C. A. Temperature responses of grass species. The influence of temperature upon the effect of gibberellic on the growth of *Paspalum dilatatum* // Austral. J. Bot. 1980. Vol. 26. N 2. P. 145—150.

Ludlow M. M. Forrage crop of India // Austral. J. Bot. 1970. Vol. 6. N 1. P. 14—15.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Rees M. C. Pasture possibilities in the tropics // Agron. J. 1972. Vol. 6. N 1. P. 65—68.

Roberts F. J., Carbon B. A. The influence of temperature upon the effect of gibberellic on the growth of *Paspalum dilatatum* // Trop. Agric. 1969. Vol. 3. N 2. P. 109—116.

Ruelke O. C. Winter injury of Florida pastures // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 43. N 10. P. 890—905.

SUMMARY

Features of seasonal development of grasses in the Republic of Mordovia are discussed: the rhythms of their development in natural conditions and in plantations, features of leaf surface formation, of resting buds development, the rhythms of vegetative and generative phases, duration of active vegetation and dormancy. Peculiarities of development of boreal grasses are defined, and classifications of their rhythm of development are worked out. New systems of charts to reflect the rhythm of seasonal development of the grasses are made.

УДК 581.9 : 582.475.2

Бот. журн., 2013 г., т. 98, № 5

© И. Н. Поспелов,¹ Е. Б. Поспелова²

О СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛИСТВЕННОЙ ГМЕЛИНЫ (*LARIX GMELINII* (RUPR.) RUPR.) НА ВОСТОЧНОМ ТАЙМЫРЕ

I. N. POSPELOV, E. B. POSPELOVA. ON THE NORTHERN LIMIT
GMELIN'S LARCH (*LARIX GMELINII*) DISTRIBUTION IN THE EASTERN TAIMYR

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Москва

Государственный природный биосферный заповедник «Таймырский»
E-mail: taimyt@orc.ru

² Московский государственный университет

Государственный природный биосферный заповедник «Таймырский»
E-mail: parnassia@mail.ru
Поступила 13.02.2013

Приводятся сведения о северном пределе лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) на востоке п-ова Таймыр. Отдельно рассмотрены северные границы распространения сплошных редколесий, отдельных деревьев и небольших скопления лиственницы и лиственничного стланика. Проведено сравнение современных данных с данными 1920—1930-х годов, отмечена тенденция продвижения лиственницы на север в виде отдельных деревьев. Предполагается, что лиственничный стланник в этом районе является реликтом древесных форм, произраставших здесь в периоды голоценовых потеплений климата. Сравнение северных границ распространения лиственницы и ольховника на востоке Таймыра позволяют считать, что индикаторным видом южных тундр в этом районе является именно лиственница в стланиковой форме, а не ольховник, поскольку граница ее распространения везде проходит севернее, не выходя за пределы этой подзоны.

Ключевые слова: лиственница Гмелина, северная граница леса, лиственничный стланник, ольховник, восточный Таймыр, южные тундры.

Северная граница распространения древесных пород в тундровой зоне, причины безлесья тундры и взаимоотношения лесной и тундровой растительности — проблемы, которые интересовали ботаников и географов на протяжении многих лет начиная с первых научных экспедиций на север России (Миддендорф, 1867; Танфильев, 1911; Толмачев, 1931; Тихомиров, 1953, и др.).

П-ов Таймыр, особенно его восточная часть — территория, где древесная растительность, представленная одной из самых холодоустойчивых пород, лиственницей Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. = *L. cajandezii* Maug.), наиболее далеко выдвигается к северу. Впервые наиболее северную в мире точку расселения леса отметил А. Ф. Миддендорф во время своей экспедиции по Таймыру отметив, что «на Хатанге предел лесов достигает наибольшее приближение к полюсу, какое только можно найти на земном шаре», также он указывает, что по правому берегу Хатанги лес тянется «до зимовья Лукинского [Лукунского]» (1867 : 498). В 1927 г. А. И. Толмачев на основании собственных наблюдений провел границу распространения древесной растительности от Енисея до Хатанги, отметив наиболее северные насаждения в долине р. Новой — урочище Ары-Мас, а самое северное низкорослое деревце (130 см) на северном склоне долины р. Новая на широте $72^{\circ}40'1$ (Толмачев, 1931) — см. рисунок, 1. В 1934 г. отделом оленеводства Арктического института было организовано несколько геоботанических экспедиций на Таймыр, в ходе которых были, в частности, получены сведения о тогдешнем положении северной границы леса на полуострове. Западную часть Таймыра обследовали А. Н. Виноградова и М. Н. Аврамчик, леса Хатангского р-на — Л. Н. Тюлина, бассейн р. Попигай — В. Д. Александрова. По их наблюдениям, наименее продвигается к северу лиственница (сибирская) на западе, доходя до низовий р. Дудыпты на $\approx 70^{\circ}50'$ (Виноградова, 1937), далее граница ее расселения сдвигается к северо-востоку, по правому борту долины этой реки (Аврамчик, 1937), но это уже лиственница даурская (Гмелина); севернее всего она отмечалась в районе р. Новой, на $72^{\circ}40'$ (Тюлина, 1937), а в долине Попигая сплошная граница лесной растительности проходит значительно южнее, близ устья р. Боронгко, хотя отдельные «колки» попадаются и севернее (Александрова, 1937). Долгое время самым северным «лесом» считалось урочище Ары-Мас на р. Новой (Ары-Мас., 1978); только в 1970-е годы было установлено, что в низовьях р. Лукунской, правого притока р. Хатанги, лес выдвинул к северу несколько севернее (Крючков, 1972).

Наибольшее внимание многие исследователи уделяли именно границе лесной растительности, а не лиственнице как вида. Это связано как с особенностями прокладки маршрутов (по рекам), так и с тем, что эти исследования не входили в их непосредственные задачи. Лиственница на северном пределе распространения имеет несколько форм роста. Л. Н. Тюлина (1937) выделила 6 форм — стланик, полустланик, куртинная, кривоветель, узкокветель и нормальная. Строго говоря, на границе леса и тундры лиственница может приобретать самые разнообразные формы, которые и наблюдались нами неоднократно на восточном Таймыре и которые не всегда входят в систему типов, описанную Тюлиной. Вся гамма переходов от стланика к нормальному дереву наблюдалась нами в низовьях Хатанги, в бассейнах рек Новой и Попигай, а также в горных районах юго-восточной части Таймыра, где развита высотная поясность.

В настоящей работе мы рассматриваем как границы собственно древесной растительности (северотаежных редколесий), так и распространение лиственницы, как вида, на восточном Таймыре. Непосредственно северной границе распространения редколесий на этой территории посвящено много публикаций (Толмачев, 1931; Крючков, 1972; Ары-Мас., 1978; Пospelов и др., 2012, и др.). Наиболее северные массивы лиственничных редколесий приурочены к Ары-Масу и левобережью р. Лукунской, и те и другие сосредоточены преимущественно на южных бере-

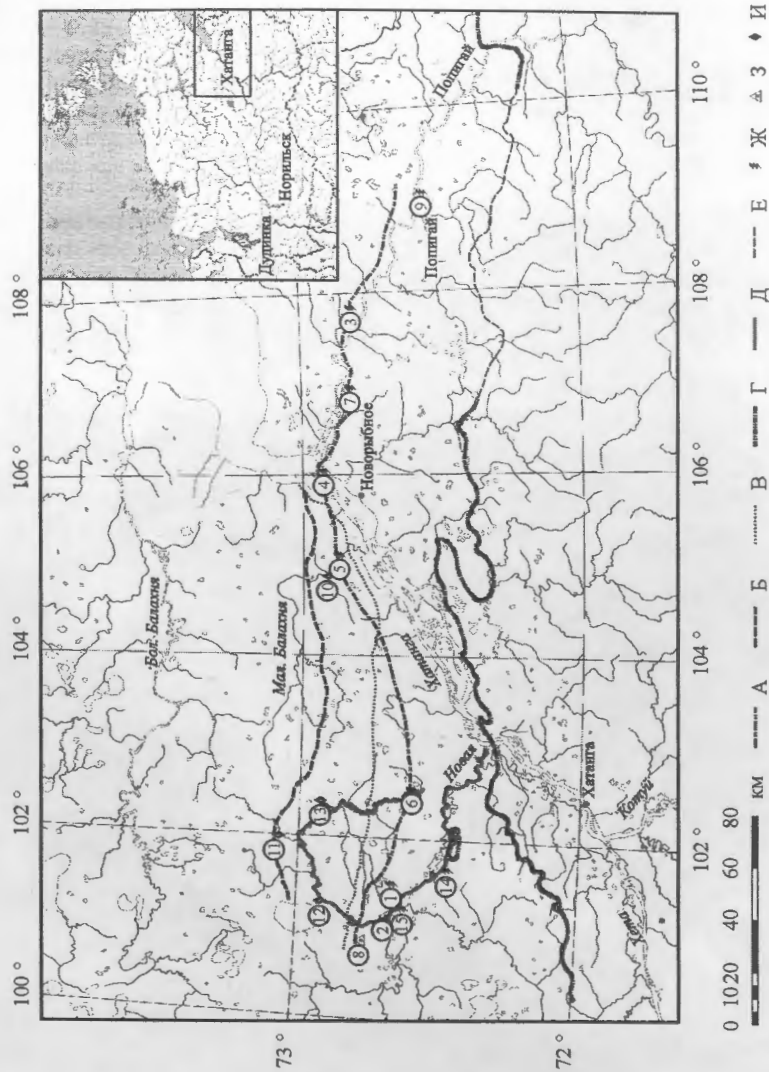
гах рек. На северном берегу Новой, напротив основного массива, имеются только полосы лиственничников на древних прирусловых валах, а на северном берегу Лукунской — небольшой изолированный массив на террасе.

Граница распространения редколесий (см. рисунок, Г) проведена нами по результатам дешифрирования спутниковых снимков Landsat 7, сделанных в зимнее время, когда древесная растительность на фоне тундры различается особенно четко. В целом она близка к границе, приводившейся в работе А. И. Толмачева (1931: 15), но та граница проводилась лишь по отдельным наблюдениям, масштаб приведенной карты очень мелкий, поэтому сравнивать их трудно. Анализ спутниковой информации на всем пространстве от Енисея до Попигая в сравнении с точками, указанными в цитированных работах 1920—1930-х годов, показал, что за прошедшие 80 лет продвижения на север относительно сомкнутых лесных массивов не наблюдается.

Однако отдельные растения лиственницы в древесной форме, по нашим наблюдениям разных лет, встречаются значительно севернее. Это, во-первых, отдельные фрагменты редкостойных лесов (лиственничные «колки») — по правому берегу р. Хатанги на склонах высокой террасы почти до пос. Новорыбная; на р. Попигай чуть южнее устья р. Сопочной (они отмечались и В. Д. Александровой — см. рисунок, 13 и не наблюдавшиеся ею деревья в районе устья р. Анна ($72^{\circ}49'$) — см. рисунок, 7; по левому берегу р. Новой восточнее Ары-Маса. Почти по всей долине Хатанги распространены также куртины лиственницы. Отдельные деревья лиственницы низкорослые, часто искривленные, иногда перемежающиеся с куртинами полустланика, встречаются еще севернее). Они всегда приурочены к придолинным склонам, попадаясь или на их бровке, или на самом склоне. Еще в 2001 г. во время работ в районе устья р. Малая Балахья нами было установлено, что одинокие угнетенные деревья лиственницы распространены довольно далеко на север и встречаются севернее границы сплошного распространения ольховника (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar.). Самая северная группа древовидных лиственниц высотой 1.5 м отмечена в этом районе на широте $72^{\circ}53'$ с. ш. в долине ручья под защитой склона (см. рисунок, 5). Известно также довольно крупное дерево лиственницы (5 м высотой) на полуострове между реками Хатанга и Попигай на широте $72^{\circ}55'$, однако по некоторым сведениям, оно посажено человеком (см. рисунок, 4). На рисунке также отображены современные границы распространения лиственничных редколесий (Г), отдельных деревьев лиственницы (А), стланика (Б), ольховника (В). Кроме того, показаны местонахождения лиственницы в форме дерева, полустланика и стланика, отмеченные цитированными авторами в 1920—1930-х годах прошлого столетия и крайне северные находки, обнаруженные авторами. Граница сплошного распространения редколесий прерывается между верховьями р. Блудной и средним течением р. Попигай, так как здесь подступают горные сооружения Анабарского плато, сложенные преимущественно известняками, на которых местами наблюдаются лишь отдельные деревья у подножий склонов (см. рисунок, Е).

При сплаве по р. Захарова Рассоха, осуществленном одним из авторов в 2012 г. в составе группы сотрудников научного отдела государственного природного биосферного заповедника «Таймырский», была уточнена граница распространения вида в этом районе. Последние древовидные лиственницы высотой 2—2.5 м отмечены на широте $72^{\circ}35'$ (верхнее течение реки, см. рисунок, 6) и $72^{\circ}46'30''$ (нижнее течение). В последнем случае это были очень низкие деревья, высотой не более 70 см, но имевшие, тем не менее отчетливую древовидную форму (см. рисунок, 8). Характерно, что они были обнаружены не на придолинном склоне, а на бровке водораздела, примерно в 4 км от реки. В устье р. Большая Лесная Рассоха группа не-

¹ Широта в первоисточнике приведена явно с ошибкой, так как северный склон долины р. Новая нигде не пересекает широту $72^{\circ}38'$ с. ш.



Распространение листовничных редколесий, древесной и стланиковой формы листовничны и ольховника на юго-востоке Таймыра.

А — граница распространения древесной формы листовничны; Б — граница распространения листовничного стланика; В — граница распространения ольховника; Г — граница сплошного распространения северотайжских редколесий; Д — маршрут экспедиции 2012 г.; Е — граница горных сооружений Анабарского плато. Находки различных форм листовничны и *М.е* в кружках; Ж — дерево, З — полустланик, И — стланик. № находок: 1 — Толмачев, 1928 — одиночное дерево; 2 — Тюлина, 1937 — полустланик; 3 — Александрова, 1937 — дерево (стан Карго); 4 — одиночное дерево на устье Попигаи; 5 — группа деревьев (авторы, 2001); 6 — дерево (авторы, 2012); 7 — группа деревьев (авторы, 2008); 8 — полустланик; 9 — небольшое редколесье (авторы, 2008, указано у Александровой, 1937); 10—13 — стланиковые формы (самые северные, авторы, 2001—2012); 14 — полустланик; 15 — группа низкорослых деревьев (авторы, 2012).

больших деревьев на прирусловом валу р. Новой встречена под $72^{\circ}37'$ с. ш.; Л. Н. Тюлина в 1934 г. отметила в этом месте «полустланик» (см. рисунок, 15), и это позволяет предположить, что за 80 лет они изменили форму роста в сторону древесной («криволесье»). То же можно сказать и о полустланике, указанном этим же автором в междуречье рек Андыр и Уяла-Урек (Улахан-Юрх на современных картах) — сейчас это низкорослые деревья (см. рисунок, 14).

Севернее листовнична растет только в форме полустланика и стланика. Эти формы листовничны на Таймыре отмечались и ранее всеми вышеперечисленными исследователями, но немного южнее. Наиболее северное местонахождение стланика было ранее отмечено в нижнем течении р. Попигаи на $72^{\circ}50'$ с. ш. у фактории Карго (Александрова, 1937) (см. рисунок, 3).

Если древовидные и куртинные формы листовничны большей частью, как уже указывалось, приурочены к относительно заснеженным придолинным участкам, то листовничный стланик на северном пределе распространения обитает, казалось бы, в самых суровых условиях — на песчаных и каменисто-песчаных буграх и бровках водоразделов, зимой крайне малоснежных и подверженных интенсивной снежно-ветровой коррозии. Поэтому ведущим фактором, обуславливающим произрастание листовничны именно в таких местообитаниях, вероятно, является интенсивный солнечный прогрев этих участков в летнее время и значительная глубина оттаивания мерзлоты — 1 м и более. Существенным фактором является также отсутствие здесь мощной моховой дернины, препятствующей сезонному оттаиванию грунта, что ведет к заболачиванию на плоских равнинах (Танфильев, 1911) и сильно затрудняет семенное возобновление. Высота стланика не превышает 20—30 см (часто и меньше), он образует пятна разного размера, часто около 1 м в диам., а иногда и крупнее, с горизонтальными и косо-горизонтальными побегами, разрастающимися от центра пятна, где имеются только основания стволиков. Самые низкие экземпляры образуют, по всей видимости, только горизонтальные побеги, но у более высоких видны засохшие вертикальные веточки — побеги прошлого года, т. е. растение сохраняет способность к вертикальному росту (Полозова, 1961). Подобные формы мы наблюдали также в верхнем горном поясе Котуйского плато, где распространены крупные куртины стланика почти на голой каменистой поверхности, все это производит впечатление структурных медальонных тундр, где роль бордюров голых пятен выполняют ветви листовничны. Следует отметить, что стланик распространен в горах только на выходах кристаллических пород, причем с мелкодисперсным характером грунта, в то время как одиночные деревья встречаются почти на голых известняках (левобережье р. Фомич, низовья р. Котуйкан). Интересно, что стланиковая форма роста листовничны встречается только в наиболее континентальных районах Арктики — на восточном Таймыре и далее вплоть до низовий р. Оленека (Юрцев, 1962) и Лены (Полозова, 1961), но не отмечена ни в западносибирских тундрах, ни на Чукотке.

Также удалось проследить потенциальную способность к семенному размножению листовничны в стланиковой форме. Вплоть до широты $72^{\circ}45'—72^{\circ}50'$ цветение и образование шишек и наличие в них зрелых семян отмечается не менее чем у половины растений. Интересно, что эта граница как раз совпадает на нашей территории с границей распространения ольхи. Севернее образование шишек отмечается крайне редко, в районе устья р. Бол. Баты Сала ($73^{\circ} \pm 3'$) было отмечено всего 3 случая, и то эти растения были только со старыми плодами, в 2012 г. цветения и образования шишек здесь не отмечалось. Исследований всхожести семян мы не проводили в силу отсутствия технических возможностей. Однако по нашим наблюдениям, молодые проростки листовничны в полустланиковой форме наблюдаются

лишь там, где уже слегка подросшие полудревесные лиственницы образуют прикрытие для всходов.

В процессе сплава 2012 г. нами были выявлены, вероятно, самые северные в Евразии и вообще в мире находки лиственницы в форме стланика. Самая северная находка стланика отмечена на широте $73^{\circ}03'23''$ с. ш. на высоте 107 м над ур. м., на песчаном бутре, на южном макросклоне Северококорской гряды (см. рисунок, 11), причем анализ спутникового снимка Landsat 7 на этот участок показывает, что встречи стланика вероятны вплоть до широты $73^{\circ}04'32''$ с. ш., поскольку типичный экотоп обитания стланика на этом снимке дешифрируется однозначно.

Наличие лиственницы на плакорах подчеркивает принадлежность обследованной территории к подзоне южных тундр (Чернов, Матвеева, 1986) в большей степени, чем наличие ольховника, который считается одним из индикатором подзоны (Александрова, 1977; Кожевников, 1988). Так, в низовьях р. Малая Балахня ольховники встречаются не далее 2—3 км от р. Хатанга на север, в то время как лиственничный стланик нами был отмечен в 11 км от реки, и скорее всего, распространен и севернее (см. рисунок, 10).

В 2012 г. в процессе сплава по р. Захарова Рассоха в силу ее своеобразного направления течения (река совместно с р. Новая фактически образует «кольцо» диаметром около 50 км — см. рисунок, Д), у нас была возможность проследить распространение лиственницы и ольховника по широте от $72^{\circ}30'$ до $73^{\circ}05'$ по верхней части течения и в обратном направлении по нижней части. Граница распространения ольховника отмечена на широте $72^{\circ}46'$ (верхнее течение) и $72^{\circ}49'40''$ (нижнее течение). Лиственничный же стланик нами отмечался вплоть до самой северной точки маршрута. В районе устья р. Большая Баты-Сала долина Захаровой Рассохы ограничивается с севера Северококорской моренной грядой, на южном склоне которой расположены галечно-песчаные останцы древних речных (возможно, флювиогляциальных или гляциально-морских) террас, приуроченные к высотным уровням 55—70 и 90—110 м над ур. м. Лиственничный стланик отмечался практически на всех останцах нижнего уровня и не менее чем на 1/3 — верхнего, а также на бровках более низких террас Захаровой Рассохы (40—45 и 20—25 м над ур. м.).

Можно предположить, что лиственничный стланик в этом районе является реликтом древесных форм, произраставших здесь в периоды голоценовых потеплений климата. В позднелайстоценовое и голоценовое время таких потеплений было не менее 4, датирующихся по остаткам ископаемой древесины возрастом от 11—12 до 3—5 тыс. лет. В эти периоды наблюдалось расселение лесной растительности по всей восточной части Северо-Сибирской низменности, вплоть до оз. Таймыр и предгорий Бырранга (Белорусова и др., 1987). Непосредственно бассейна р. Захарова Рассоха был облесен как в максимум каргинского потепления (Андреева, Кинд, 1982), так и в период голоценового оптимума; датировка ископаемой древесины из обнажения в пойме Захаровой Рассохы — 5180 ± 150 тыс. лет (Культина и др., 1974). В пользу этой концепции говорит тот факт, что вплоть до 73° с. ш. оврагами часто вскрываются приповерхностные отложения с массовым содержанием древесных остатков, в том числе и в обследованном районе, относящемуся к бассейну р. Новой, где отмечено наибольшее количество ископаемых «спней». В 2012 г. мы также не раз находили ископаемую древесину, причем если столбы, вымытые из пойменных отложений можно считать и принесенными рекой, то пни, отмеченные на водоразделах, имеют явно местное происхождение. Из этого следует, что в какие-то эпохи голоцена лиственница на водоразделах росла, особенно на участках, где возобновлению не мешала мощная моховая дернина, и не в стланиковой, а в древесной форме. Возможно, эти деревья деградировали до стланиковой

формы в периоды последующих похолоданий, а возможно, что угнетенные формы существовали одновременно с древесными и сохранились, в то время как последние погибли. Мало вероятно, что стланики на северном пределе имеют современное происхождение и являются форпостами продвижения вида на север.

Поскольку трудно допустить, что вымирание и восстановление лесов на огромной территории протяженностью более 200 км происходило за довольно краткие периоды в 2—3 тыс. лет, как считают и авторы цитированной статьи (Белорусова и др., 1987), напрашивается вывод, что та территория, на которой сохранился стланик, является пределом расселения лиственницы в период последнего термического оптимума. Можно предположить следующий механизм распространения лиственницы по мере улучшения климатических условий (главным образом увеличения зимнего количества осадков): стланик приподнимается и дает вертикальные древовидные побеги, сохраняющиеся под снегом (полустланик), под его пологом появляется возможность для прорастания семян, формируется поросль. Растение приобретает куртинную форму и она становится «плацдармом» расселения лиственницы за счет переноса семян в более благоприятные долинные условия и продвижения по долинам к северу. В пользу этого предположения говорит хотя бы уже упомянутый факт, что отмеченные в 1934 г. Л. Н. Тюлиной полустланики в устье р. Большая Лесная Рассоха и у ручья Андыр в настоящее время представляют собой деревья. Если принять версию о происходящем в настоящее время потеплении климата Арктики, то можно ожидать постепенной экспансии древесных форм в северном направлении именно за счет трансформации стланиковых форм в древовидные.

Интересно проследить соотношение северных границ распространения лиственницы (включая стланик) и ольховника. На западном Таймыре, в бассейне Пясины, по нашим наблюдениям прошлых лет, а также по данным А. Н. Виноградовой (1937), Ю. П. Кожевникова (1996) и других исследователей, ольховник распространен севернее лиственницы. Так, на широте пос. Кресты, где лиственница встречается единично, ольховник обычен, а уже в районе устья р. Агапы лиственница отсутствует совершенно, в то время как редкие заросли ольховника встречаются по склонам водораздельных холмов. На востоке, в бассейне р. Захаровой Рассохы, ольховник распространен севернее древесной формы лиственницы, но стланиковая форма последней повсеместно отмечается севернее границы ольховника (см. рисунок). Еще восточнее, в нижнем течении р. Хатанги, лиственница как в древесной, так и в стланиковой форме идет на север дальше, чем ольховник. Вдоль р. Поппай и лиственничные редколесья, и ольховниковые заросли не идут дальше урочища Боронго ($72^{\circ}17'$ шир.), и то представлены очень небольшими островками на южных склонах и в долине р. Анабарка, но отдельные куртины обоих этих видов, как и одиночные экземпляры, так и стланик идут до самого устья реки, т. е. границы их совпадают.

Тем не менее заросли и единичные кусты ольховника встречены в южных предгорьях и в горах Бырранга (Кожевников, 1996; Поспелова, Поспелов, 2000). Это позволяет предположить, что в периоды потеплений этот вид был распространен вплоть до гор, в то время как лиственница, скорее всего, до этих широт не доходила. Впрочем, есть мнение, что в бореальное время и лиственница, и ольховник достигали южного побережья оз. Таймыр и продвигались на 200 км севернее своего современного ареала (Никольская, 1982). Тогда представляется возможным, что при последующих похолоданиях ольховник сохранился в предгорных рефугиумах, а лиственница их не пережила. Имеются, правда, указания об обнаружении ископаемых стволов близ устья Верхней Таймыры (мы их и сами находили в этом районе), но возможно это привнесенный материал.

Таким образом, граница ареала распространения лиственницы Гмелина как вида проходит значительно севернее, чем считалось ранее. Лиственница, в отличие от ольховника, селится не только в долинах, но и на плакорах, где образует стланиковую форму. Анализируя данные авторов, обследовавших эти территории в 1920—1930-х годах, можно предположить, что за прошедшие 80 лет наблюдается некоторая тенденция продвижения лиственницы на север в виде отдельных деревьев. Так, по р. Захарова Рассоха Л. Н. Тюлина последние полустланиковые формы отменила в устье, в то время как сейчас отдельные невысокие деревца встречаются сейчас в 15 км севернее, а по р. Попигаю лиственничные колки отмечены севернее, чем отмечала в 1934 г. В. Д. Александрова (см. рисунок). Кроме того, результаты наших работ последних лет в южных тундрах восточного Таймыра позволяют считать, что индикаторным видом южных тундр в этом районе является именно лиственница в стланиковой форме, а не ольховник, поскольку граница ее распространения везде проходит севернее, не выходя, однако, за пределы этой подзоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аврамчик М. Н. Геоботаническая и пастбищная характеристика района р. Дудыпты // Тр. Арктического ин-та. Т. LXIII. Геоботаника. Л., 1937. С. 47—81.
- Александрова В. Д. Тундры правобережья р. Попигаю // Тр. Арктического ин-та. Т. LXIII. Геоботаника. Л., 1937. С. 181—206.
- Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 187 с.
- Андреева С. М., Кинд Н. В. Каргинские отложения // Антропоген Таймыра. М., 1982. С. 78—114.
- Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978. 192 с.
- Белорусова Ж. М., Ловеллус Н. В., Украинцева В. В. Региональные особенности изменения природы Таймыра в голоцене // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 610—618.
- Виноградова А. Н. Геоботанический очерк оленьих пастбищ района р. Пясины // Тр. Арктического ин-та. Т. LXIII. Геоботаника. Л., 1937. С. 5—45.
- Кожневиков Ю. П. О южных тундрах // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 65—74.
- Кожневиков Ю. П. Растительный покров северной Азии в исторической перспективе. СПб., 1996. 400 с.
- Крючков В. В. Самые северные на земном шаре лесные массивы на р. Лукунской в бассейне р. Хатанги // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 10. С. 1213—1220.
- Кульмина В. В., Ловеллус Н. В., Костюкевич В. В. Палинологическое и геохронологическое исследование голоценовых отложений в бассейне р. Новой на Таймыре // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 9. С. 1310—1317.
- Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 1. Север и восток Сибири в естественно-историческом отношении. СПб., 2004. 922 с.
- Никольская М. В. Палеоботанические и палеоклиматические реконструкции голоцена Таймыра // Антропоген Таймыра. М., 1982. С. 148—157.
- Полозова Т. Г. О самых северных местонахождениях лиственницы (*Larix dahurica* Turcz.) и кустарной ольхи (*Alnaster fruticosus* Ledeb.) в низовьях р. Лены // Матер. по растительности Якутии. Л., 1961. С. 291—294.
- Поспелов И. Н., Поспелова Е. Б., Чиненко С. В. Притундровые редколесья и редины бассейна р. Лукунской (восточный Таймыр) // Современные проблемы притундровых лесов. Матер. Всерос. конф. с междунар. участием, 4—9 сентября 2012 г. Архангельск, 2012. С. 174—180.
- Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Реликтовые высокоствольные кустарниковые сообщества на северном пределе распространения (центральная часть гор Бырранга, Таймыр) // Изв. РАН. Сер. географическая. 2000. № 4. С. 92—97.
- Танфильев Г. И. Пределы лесов в полярной России по исследованиям в тундре тиманских самоодов. Одесса, 1911. 287 с.
- Тихомиров Б. А. Безлесье тундры и пути его преодоления. М.; Л., 1962. 89 с.
- Толмачев А. И. О распространении древесных пород и о северной границе лесов в области между Енисеем и Хатангой / Труды Полярной комиссии АН СССР. Вып. 5. Л., 1931. С. 1—29.
- Тюлина Л. Н. Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. СПб., 1996. 144 с.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Южные тундры в системе зонального деления / Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 192—204.

Юрцев Б. А. Ботанико-географические наблюдения у северного предела распространения лиственницы на р. Оленек // Проблемы ботаники. Вып. VI. М.; Л., 1962. С. 208—218.

SUMMARY

Information on the northern limit of Gmelin's larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) distribution in the eastern Taimyr Peninsula is given. The northern limits of its continuous woodland, individual trees and small clusters of larch and larch elfin wood are considered. A comparison of current data with those of 1920—1930s is given, a tendency of the larch to penetrate northward in the form of individual trees is observed. It is assumed that the larch elfin wood in the area is a remnant of woody forms which grew there during the Holocene warming. A comparison of the northern limits of the larch and *Duschekia* in the eastern Taimyr suggests that indicating species of the southern tundra in the area is the larch elfin wood, instead of *Duschekia*, since the limit of its distribution everywhere goes further north, with keeping within this subzone.

УДК 575.86 : 582.736

Бот. журн., 2013 г., т. 98, № 5

© В. Г. Лужанин, А. В. Родионов, Г. П. Яковлев

МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РОДА *ONONIS* L. (*FABACEAE*) ВО ФЛОРЕ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ

V. G. LUZHANIN, A. V. RODIONOV, G. P. YAKOVLEV. MOLECULAR-PHYLOGENETIC STUDY OF THE GENUS *ONONIS* L. (*FABACEAE*) IN THE FLORA OF RUSSIA AND ADJACENT COUNTRIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12

E-mail: vladimir-luzhanin@yandex.ru; avrodionov@mail.ru; yakovlevgp@yandex.ru
Поступила 21.02.2013

В представленной работе секвенированы и проанализированы последовательности района ITS1-ген 5.8S рPHK-ITS2 видов *O. pusilla*, *O. arvensis*, *O. spinosa*, *O. repens* и *O. antiquorum*, а также участки хлоропластных генов *rbcL* и *matK* всех 7 видов рода *Ononis* флоры России и сопредельных государств. В анализ включены также нуклеотидные последовательности исследуемых участков ядерных и хлоропластных генов большинства средиземноморских и западноевропейских видов рода *Ononis*. Полученные молекулярно-филогенетические данные согласуются с представлением Г. И. Ширяева о секционном делении рода *Ononis*. Кроме того, большинство подсекций образует самостоятельные субклады с высоким бутстрэп-индексом. Вид *O. pusilla* имеет самостоятельный видовой статус и относится к подсекции *Bugranoides*. Виды *O. arvensis*, *O. spinosa* и *O. repens*, относящиеся к подсекции *Acanthononis*, также имеют самостоятельный видовой статус, но филогенетически очень близки друг к другу, что свидетельствует об относительной молодости рода и текущем активном видообразовании. Вид *O. antiquorum* на территории России и сопредельных государств, вероятнее всего, не встречается.

Ключевые слова: *Ononis*, флора России и сопредельных государств, ITS1, 5.8S рPHK, ITS2, *rbcL*, *matK*.

Род *Ononis* L. (стальник) относится к сем. *Fabaceae* (бобовые) и принадлежит трибе *Trifolieae* (Bronn) Endl. Род включает около 75 видов, населяющих Средиземноморье, Канарские острова, Европу, Западную Азию и Северную Африку. Представители рода *Ononis* — многолетние травы или полукустарнички с прямыми или восходящими опушенными стеблями с колючками или без них. Листья с прилистниками, тройчатосложные или однолисточковые. Цветки располагаются в паузах